Untersuchungen über Plasmolyse, Elasticität, Dehnung und Wachstum an lebendem Markgewebe.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER

PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

GENEHMIGT UND

NEBST DEN BEIGEFÜGTEN THESEN

ÖFFENTLICH ZU VERTEIDIGEN

AM 10. JUNI 1895

VON

Richard Kolkwitz

aus Berlin.

OPPONENTEN:

Herr Dd. phil. P. Graebner.
„ Dr. phil. Joh. Buchwald.
„ Dr. phil. Ed. Jahn.

BERLIN

C. VOGTS BUCHDRUCKEREI (E. EBERING).

Linkstrasse 16.

Herrn Direktor Dr. Otto Vogel

als Zeichen der

Dankbarkeit und Verehrung

gewidmet

vom Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535707_0199

Einleitung.

Wie schon der Titel der vorliegenden Arbeit vermuten lässt, handelt es sich in derselben um experimentell-physiologische Untersuchungen. Der für die Darstellung gewonnene Stoff ist auf drei Abschnitte verteilt worden: im ersten sind die bei den Untersuchungen über Plasmolyse gewonnenen Resultate mitgeteilt, der zweite enthält die Beantwortung einiger die Elasticität der Markzellmembranen betreffenden Fragen, im dritten Abschnitte endlich ist von den über Wachstum der Cellulosehäute angestellten Experimenten die Rede.

Das Hauptergebnis, dass Flächenwachstum gegen den Turgor möglich sei, ist im letzten Abschnitt ausgesprochen. Die in den vorhergehenden Kapiteln beschriebenen Experimente waren nötig, um diese Behauptung streng beweisen zu können.

Als ausschliessliches Versuchsmaterial diente lebendes, meist junges Mark aus den (am besten im Frühjahr verwendbaren) Wurzelschossen des Hollunders (Sambucus nigra), sowie aus den Stengeln der Sonnenblume (Helianthus annuus) und des Tabaks (Nicotiana Tabacum).[1])

[1]) Andere für diese Versuche brauchbares Mark liefernde Pflanzen sind: Helianthus tuberosus, Inula Helenium, Rheum, Solanum robustum, Wigandia caracasana. Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (1887) pag. 583.

Das Mark wurde mit einem scharfen Messer durch 4—5 Längsschnitte herausgeschält und demgemäss in Form mehr oder weniger rundlicher Gewebecylinder zum Experimentieren verwendet. Die Länge derselben betrug fast ohne Ausnahme 70 mm, weil dann die Zellen eines und desselben Markcylinders an Alter wenig verschieden sind; die Querschnittsfläche maass gewöhnlich 7—8 qmm.

Was die Herstellung bestimmt konzentrierter, plasmolysierender Lösungen betrifft, so ist unter einer z. B. 10prozentigen eine solche zu verstehen, bei welcher in 100 ccm der Lösung 10 gr Substanz enthalten sind.

Das Herausnehmen der plasmolysierten Markcylinder aus der Lösung geschah, wenn dieselben sehr schlaff waren, mittels einer kleinen Glasplatte. Die Längenmessungen wurden mit einem Lineal, und zwar durch Auflegen desselben auf das zu messende Objekt (nicht umgekehrt) vorgenommen.

Wo in der Arbeit von Abkühlen der Markcylinder die Rede ist, geschah dasselbe in einem etwa 25 Liter fassenden, irdenen Gefäss, welches rings von Stroh umgeben war und bis zur Hälfte mit Eis und Wasser gefüllt wurde. Ein solcher höchst einfacher Kühlapparat lässt an Brauchbarkeit nichts zu wünschen übrig; man erhält durch denselben, wenn das fortschmelzende Eis zur rechten Zeit (alle 30—40 Stunden) durch neues ersetzt wird, selbst in den heissen Sommermonaten eine auf Wochen konstante Temperatur von + 1° bis + 2° C.

In den meisten Fällen werde ich mich bei der Besprechung einer bestimmten Frage auf die nähere Angabe nur eines einzigen Versuches beschränken, obwohl jedesmal eine ganze Reihe von Experimenten angestellt wurde. Es geschieht dies deshalb, weil alle in derselben Richtung angestellten Versuche, soweit es sich nicht um eine Variation desselben handelt, wenig verschieden ausfallen.

Das Mark einigermaassen sorgfältig ausgesuchter Sprosse der genannten Pflanzen besitzt nämlich die will-

kommene Eigenschaft, sich wegen fast völligen Mangels individueller Verschiedenheiten bis auf geringe Abweichungen immer ganz gleich zu verhalten.

Die in dieser Arbeit mitgeteilten Versuche wurden im Institute des Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. Schwendener ausgeführt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer für das meinen Untersuchungen geschenkte Interesse und für die zahlreichen, fördernden Ratschläge und Belehrungen an dieser Stelle meinen ergebensten Dank auszusprechen.

I. Abschnitt.

Untersuchungen über Plasmolyse.

Hugo de Vries fasst in seiner bekannten Arbeit über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung[1]) die Resultate der über Plasmolyse angestellten Untersuchungen in folgende Sätze zusammen (S. 86): „Das Ergebnis aller Versuche war stets, dass es unmöglich war, einen Einfluss anderer Ursachen als des Turgorverlustes auf die endliche Länge plasmolytischer Sprosse nachzuweisen. Die wichtigsten denkbaren Einwände betrafen die Verkürzung der Organe durch die Imbition der Zellhäute mit der Salzlösung und durch die Einstülpung dieser Häute infolge osmotischer Vorgänge. Aber ein messbarer Einfluss dieser beiden Faktoren war in keinem Falle nachweisbar."

Dasselbe gilt nach dem genannten Autor für die Wurzeln.[2])

Dementsprechend konnte der Verfasser selbst bei verschiedener chemischer Zusammensetzung der Lösungen und bei ungleicher Konzentration einer und derselben Lö-

[1]) Hugo de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig (1877).

[2]) Hugo de Vries, Ueber die Kontraktion der Wurzeln. Landwirtschaftliche Jahrbücher, Bd. 9 (1880) S. 66.

sung, vorausgesetzt, dass diese zur Plasmolyse überhaupt ausreichten, keinen Unterschied in der Verkürzung feststellen. Auch bei Plasmolyse in Zuckerlösung, die zu diesem Zwecke meist weniger empfehlenswert ist, war, von ganz geringen Abweichungen abgesehen, die Länge der Sprosse bei vollständiger Entspannung der Zellhäute dieselbe wie bei Plasmolyse in Salzlösungen.

Für das von de Vries angewandte Versuchsmaterial, welches vorwiegend in jungen Blütenstielen bestand, sind diese Beobachtungen durch zahlreiche Versuche sicher gestellt, indessen ist eine Verallgemeinerung der sich aus diesen Versuchen ergebenden Schlüsse in Bezug auf jugendliches, zartwandiges Markgewebe, wie im Folgenden gezeigt werden soll, nicht zulässig. Hier macht sich, sobald die Plasmolyse durch Zuckerlösung herbeigeführt wird, vor allem die schon oben erwähnte, durch Einstülpung der Zellwände bedingte Fehlerquelle ganz erheblich geltend; die sich ergebende Verkürzung in der Längsrichtung fällt also zu gross aus.

Ein junger Markcylinder von Sambucus oder Helianthus, welcher nach dem Herausschälen 70 mm lang gemacht wurde[1]), verkürzte sich in einer 10prozentigen Kalisalpeterlösung auf ca. 60 mm, in einer 20prozentigen Zuckerlösung dagegen auf 53—55 mm.

Die Ausführung des Versuches war derart, dass der Markcylinder der Länge nach in zwei Hälften gespalten wurde; die eine Hälfte kam in die Salpeter-, die andere in die Zuckerlösung.

Das umgekehrte Verhalten, nämlich stärkere Verkürzung in der Salpeterlösung, war niemals zu beobachten,

[1]) Es wurde also das Mark herauspräpariert und erst dann 70 mm lang gemacht, und nicht ein Stück des intakten Sprosses vor dem Herausschneiden des Markes auf diese Länge gebracht. Die bei der Plasmolyse eintretende Verkürzung erlaubt also in diesem Falle keinen Schluss auf die im unversehrten Spross vorhandene Dehnung. Vergl. S. 18.

obwohl die wasseranziehende Kraft derselben erheblich grösser war als die der Zuckerlösung.[1])

Es ist gleichgültig, ob man die Versuche zu verschiedenen Jahreszeiten oder mit Material von verschiedenen Standorten ausführt, stets wird sich eine stärkere Verkürzung in der Zuckerlösung ergeben. Auch die ungleiche Dicke der beiden Hälften kommt nicht in Betracht, denn zwei Hälften, von denen die eine dreimal so dick als die andere ist, verkürzen sich in einer 20 prozentigen Zuckerlösung um dasselbe Maass, nur braucht die dickere Hälfte entsprechend mehr Zeit.

Erhöhung der Temperatur wirkt beschleunigend, aber nicht vergrössernd auf die Verkürzung bei der Plasmolyse.

Ein Einfluss des Luftgehaltes der Interzellularräume oder des zur Herstellung der plasmolysierenden Flüssigkeit verwendeten Wassers ist von vornherein nicht zu erwarten, in Wirklichkeit auch nicht vorhanden.

Die wahre Ursache der ungewöhnlich starken Verkürzung durch die Zuckerlösung liegt in der den Salzen gegenüber geringen Diffusionsgeschwindigkeit der Zuckermoleküle durch membranöse Scheidewände. Sind dieselben, also in unserem Falle die Cellulosewände, zart, so werden sie bei der Plasmolyse während des Diffusionsprozesses eingestülpt und verbogen.[2]) Der Vorgang hierbei ist folgendermaassen zu denken:

Wenn man zunächst die beiden plasmolysierten Markcylinderhälften von der Länge 60 mm und 54 mm äusserlich vergleicht, so ergiebt sich ohne weiteres, dass die Zuckerlösung den Zellen mehr Wasser entzogen hat als

[1]) Eine 10przoentige Kalisalpeterlösung ist mit einer cr. 50 prozentigen Zuckerlösung isotonisch. Die wasseranziehende Kraft des Zuckers ist also kleiner als die des Salpeters. Vergl. H. de Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft; in Pringheims Jahrbüchern Bd. 14 (1884) p. 537.

[2]) Vergl. Hugo de Vries, Die mechanischen Ursachen der Zellstreckung S. 11 u. 72.

die Salpeterlösung, dass demnach der Zellsaft der einen Hälfte konzentrierter geworden ist als der der anderen.

Sobald die Plasmolyse eingetreten ist d. h. der Plasmaschlauch anfängt, sich von der Wand abzulösen, wird zwischen beiden ein Raum entstehen, in welchen die Salpetermoleküle vermöge ihrer verhältnismässig grossen Diffusionsgeschwindigkeit hineinströmen können.

Der Plasmaschlauch wird sich allseitig ablösen können, ohne dass dabei eine Deformation der Membranen stattfindet. In der That sieht man auch unter dem Mikroskop, dass der Plasmaschlauch in Form einer schönen Kugel im Innern jeder Zelle ruht.

Wesentlich anders werden sich die Vorgänge bei der in der Zuckerlösung plasmolysierten Hälfte verhalten. Der Raum zwischen Wand und Plasmaschlauch wird, wenigstens zu Anfang, nur schwer entstehen können, weil die Membran für Zuckermoleküle schwerer permeabel ist als für Salzmoleküle. Die zarte Wand wird also dem Plasmaschlauch in seiner Kontraktion folgen und somit Falten bilden, weil vorwiegend Exosmose von Wasser stattfindet. Nach Entspannung der Wand beobachten wir also eine weitere Verkürzung, die in ihrer Erscheinung glauben machen könnte, dass der Markcylinder noch etwas turgescent sei, während er in Wirklichkeit längst entspannt ist. Dieser Anschein wird um so mehr erweckt, als verschieden konzentrierte Zuckerlösungen auch ungleiche Verkürzungen bedingen, selbst wenn von diesen die Lösung geringster Konzentration schon Plasmolyse herbeigeführt hatte.

Betrug z. B. die Konzentration der Zuckerlösung nur 14%, so fand eine Verkürzung auf 59—60 mm statt. Bei Salpeterlösung ist dies nicht der Fall. Wenn von diesen 4% zur Plasmolyse genügen, so mag man die Konzentration beliebig steigern, es tritt nie eine stärkere Kontraktion als in der 4prozentigen Lösung ein. Während Turgor ohne Plasmaschlauch in der Pflanze unmöglich ist, der Plasmaschlauch also bei den osmotischen Prozessen und der Deh-

nung eine wichtige Rolle spielt, könnte er in unserem Falle nach Eintritt der Plasmolyse fehlen oder sterben, eine Verkürzung träte doch ein. Umgekehrt müsste ein Markcylinder, dessen Plasma tot und dessen Inneres mit Zuckerlösung gefüllt ist, turgescent werden, wenn man ihn in Wasser legt. Das geschieht in der That auch.

Ein 70 mm langer Markcylinder wurde 1/4 Stunde lang in 18prozentige Zuckerlösung von 70° C. gelegt. Dabei wurde alles Plasma durch Gerinnen getötet und die Markzellen füllten sich mit Zuckerlösung. Als das Ganze sich auf Zimmertemperatur abgekühlt hatte, maass der Markcylinder 63 mm. Durch Hineinlegen in reines Wasser verlängerte er sich auf 66 mm. Dabei wurden die Zellwände gedehnt. Als das Hineinströmen von Wasser nach einer halben Stunde bei 66 mm Länge aufgehört hatte, machte sich die Dehnung der Zellwände geltend und drückte so lange Lösung aus dem Markcylinder heraus, bis derselbe fast genau seine ursprüngliche Länge wieder angenommen hatte.

Die Membranen der in Zuckerlösung plasmolysierten Hälfte werden um so eher Falten bilden, je jünger und zarter sie sind; bei älteren Markcylindern, welche dickere Wände besitzen, wird also der Unterschied bei der Kontraktion in den beiden verschiedenen Lösungen geringer oder unmerkbar sein. Über das Maass der Verkürzung bei verschieden alten Markcylindern mag der folgende Versuch Auskunft geben.

Von ein und demselben Spross von Sambucus wurde ein älteres und ein jüngeres Stengelstück ausgewählt. Das Mark beider Internodien wurde 70 mm lang gemacht und der Länge nach halbiert. In einer 5prozentigen Kalisalpeterlösung verkürzte sich je eine Hälfte des älteren und jüngeren Markcylinders auf 62 mm bezw. 60 mm[1]), die beiden anderen Hälften in einer 18prozentigen Zuckerlösung

[1]) Je nach dem Alter verkürzt sich das Mark ausgewachsener Internodien auf 62—65 mm.

dagegen auf 60 bezw. 54 mm. Wie man sieht, beträgt die Differenz bei dem älteren Markcylinder 2 mm, bei dem jüngeren 6 mm.

Wie oben bemerkt, lösen sich die Plasmaschläuche bei Plasmolyse in Kalisalpeterlösung allseitig regelmässig ab. Bei den in Zuckerlösung plasmolysierten Markcylindern sieht man dagegen nur wenige Kugeln: die Plasmaschläuche bleiben entweder an der Wand zur Hälfte haften, oder die Ablösung findet unregelmässig statt. Das Verhältnis des von der Zellwand umschlossenen Raumes zu dem vom Plasmaschlauch umgebenen ist also kleiner als im ersten Falle, wo durch Salpeterlösung plasmolysiert wurde. Diese Erscheinung spricht gleichfalls dafür, dass die geringe Diffusionsgeschwindigkeit der Zuckermoleküle durch die Wand wirklich die Ursache der starken Verkürzung sei.

Auch die Falten lassen sich unter dem Mikroskop beobachten. Dass sie nicht durch das Messer während des Schneidens sich gebildet haben, geht daraus hervor, dass sie bei den in Kalisalpeterlösung plasmolysierten Zellen nicht zu sehen waren. Durch Ziehen zwischen den Fingern lassen sich die Falten der Zellwände, wenigstens zum Teil, glätten. Der Markcylinder erlangt dann, wenn man wiederholt zieht, die Länge des in Kalisalpeterlösung plasmolysierten.

Quellung durch die letztgenannte Lösung dürfte bei allen diesen Erscheinungen nicht im Spiel sein, denn in 10prozentiger Kalisalpeterlösung quellen die Milchröhren von Euphorbia splendens nicht einmal in radialer Richtung. Die Zuckerlösung dagegen könnte wasserentziehend auf die Zellwände wirken und dadurch zu der starken Kontraktion mitwirken, indessen kann auch dieser Faktor nach den Beobachtungen Hofmeisters[1]) hier kaum in Betracht kommen.

[1]) Vergl. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig (1867) pag. 224.

Auf S. 12 war gesagt worden, dass ein jugendlicher Markcylinder sich beim Abtöten der Plasmaschläuche durch Erwärmen auf 63 mm verkürzte; Plasmolyse durch Zuckerlösung, durch Kalisalpeterlösung und durch Abtöten des Plasmas ergaben also drei verschiedene Ausschläge bei der Verkürzung. Zwei davon sind fehlerhaft, die dritte dagegen, nämlich die durch Kalisalpeterlösung, erwies sich als zuverlässig.

Die bekannte Plasmolyse durch heisses Wasser führt bei jugendlichem Markgewebe auf keine Weise zum Ziel. Wendet man Wasser von 80—90° C. an, so wird, wie beim Kochen der Kartoffel, der Zellverband gelockert, und das Mark zerfällt beim Herausnehmen aus dem Wasser.

Hat das Wasser eine Temperatur von 50° C., so wird anfänglich der Markcylinder stark turgescent; tritt dann nach längerer Zeit mit dem Absterben der Primordialschläuche die Plasmolyse ein, so stellt sich eine erhebliche bleibende Dehnung heraus.

Setzt man den Turgor des herauspräparierten Markcylinders durch Verdunsten erst etwas herab, um eine zu starke Verlängerung in Wasser von einer Temperatur von 50° C. zu verhindern, so wächst derselbe dennoch rapide an und bedingt wiederum eine Überdehnung.

Bei einer Temperatur des Wassers von ca. 60° C. scheint die Plasmolyse zu gelingen, wenigstens tritt eine Verkürzung auf 63—64 mm ein.

Durch die hohe Wärme sind die Membranen indessen nachteilig beeinflusst worden, denn die Dehnbarkeit bis zum Zerreissen ist gegenüber solchen Markcylindern, welche in Salzlösung plasmolysiert wurden, erheblich geringer geworden.

Die Beobachtung, dass von dem mit warmem Wasser behandelten Mark, wenn man es einige Tage in reinem Wasser liegen lässt, die peripherischen Zelllagen sich wie Schleim abwischen lassen, lehrt, dass das Wasser nicht gleichmässig auf alle Membranen gewirkt hat. Bei nicht

erwärmten Markcylindern, wenn sie längere Zeit in der plasmolysierenden Salzlösung liegen bleiben, tritt diese Erscheinung nicht ein. Endlich bliebe noch die Möglichkeit, wie vorher eine Temperatur von 50° anzuwenden, aber statt reines Wasser 10prozentige Zuckerlösung, welche jede Verlängerung unmöglich macht, zu benutzen. Hierbei geht aber das Abtöten der Plasmaschläuche so langsam vor sich, dass die Membranen unter der langandauernden Wärme leiden. Der Nutzen, den wir von der Herabminderung der Temperatur erwarteten, wird also durch die nun benötigte längere Dauer der Einwirkung kompensiert.

Zum Schluss dieses Kapitels sei noch eines Punktes Erwähnung gethan, der bei der Plasmolyse berücksichtigt werden muss. Es ist das die Winkeländerung der auf Längsschnitten sichtbaren Zellpolygone, welche mit der Verkürzung oder Verlängerung der Markcylinder verbunden sein kann. Die Längswände der Markzellen bilden gewöhnlich keine vollständig geraden Längslinien, sondern mehr oder weniger deutliche Zickzacklinien. Zieht man einen solchen Markcylinder zwischen den Fingern aus, so wird er länger, zunächst aber nicht, weil die Wände gedehnt werden, sondern weil die einzelnen Teile der Zickzacklinien sich der Zugrichtung parallel zu stellen suchen.

Umgekehrt kann bei der Verkürzung durch Plasmolyse mit der Entspannung der Membranen eine Winkeländerung Hand in Hand gehen. Die sich ergebende Länge der plasmolytischen Markcylinder fällt dann kleiner aus als bei einer lediglich durch Entspannung bedingten Verkürzung.

Fertigt man durch das frisch herauspräparierte Mark von Helianthus annuus einen Längenschnitt an und zeichnet eine Zickzacklinie desselben mit der Kamera, so wird man finden, dass dieselbe Linie, wenn der Schnitt plasmolysiert wird, gleichzeitig durch Entspannung und Winkeländerung kürzer wird. Indessen macht der durch Winkeländerung bedingte Fehler wenig aus und kommt

auch nur bei starken Schwankungen der Turgescenz in Betracht. Bei schwachen Turgescenzänderungen geben die Längendifferenzen des Markcylinders direkt die Grösse der Zu- oder Abnahme der Zellwanddehnung wieder.

II. Abschnitt.

Untersuchungen über die Elasticität der Zellwände bei Ausschluss von Wachstum.

Dieses Kapitel bildet insofern den Mittelpunkt der Arbeit, als die voraufgegangenen Untersuchungen als Vorbereitung zu den hier mitgeteilten dienten, die des folgenden Abschnittes dagegen erst nach Beantwortung der hier gestellten Fragen in Angriff genommen werden konnten.

Schwendener und Krabbe haben in ihrer Arbeit „Ueber die Beziehungen zwischen dem Maass der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe“ [1]) gezeigt, dass das Mark von Helianthus annuus die im intakten Spross vorhandene Turgordehnung durch Wasseraufnahme erheblich überschreiten kann, ohne dabei über die Elasticitätsgrenze gedehnt zu werden. Es wurde das Mark aus dem Stengel herauspräpariert und dann der Plasmolyse unterworfen. Bei einem mehrstündigen Aufenthalt desselben Markcylinders in reinem Wasser von ca. 3° C.[2]) wurde dann die Dehnung durch erhebliche Zunahme der Turgescenz um mehr als das Doppelte der im intakten Spross vorhandenen gesteigert und nun abermals plasmolysiert. Dabei verkürzte sich der Markcylinder genau auf die bei der ersten Plasmolyse erreichte Länge, womit in der That gezeigt war, dass ein Ueberschreiten der Elasticitätsgrenze nicht stattgefunden

[1]) Pringsheims Jahrbücher, Bd. 25 (1893) pag. 327.

[2]) Durch die Erniedrigung der Temperatur sollte das Wachstum ausgeschlossen werden.

hatte. Indessen darf, wie die folgenden Versuche darthun werden, diese hohe Dehnung nur wenige Stunden dauern; hält sie länger an, so stellt sich bei der zweiten Plasmolyse eine bleibende Verlängerung heraus.

Es wird sich zeigen, dass eine Steigerung über die im intakten Spross vorhandene Dehnung des Markes mit einer bleibenden Dehnung verbunden ist, wenn der Versuch länger als 4—6 Stunden dauert. Die Markzellmembranen erweisen sich also bei kurzer Dauer der gesteigerten Deformation als vollkommen, bei langer Dauer derselben als unvollkommen elastisch. Das Maass der Steigerung braucht nicht die im obigen Versuch angeführte Höhe zu erreichen, es genügt, wenn die Dehnung um etwa das Gleiche der im intakten Spross vorhandenen gesteigert wird; zur Ueberdehnung ist also weniger eine ungewöhnlich hohe Turgescenz als eine lange Dauer der erhöhten Dehnung erforderlich. Betrachten wir konkrete Beispiele.

Was zunächst die oben erwähnten stark turgescenten Markcylinder betrifft, so kann hier die Ursache der bleibenden Verlängerung durch eine bei starker Turgescenz eintretende Winkeländerung der Zellpolygone (vergl. S. 15) bedingt sein; dauert diese Winkeländerung mehrere Stunden an, so kann sie wohl die Ursache einer bleibenden Längenzunahme werden.

In diesem Falle würde sich eine Verlängerung bei der zweiten Plasmolyse ergeben, obwohl keine Dehnung über die Elasticitätsgrenze stattgefunden hat. Es schien also ratsam, mit der Dehnung innerhalb enger Grenzen zu bleiben und dadurch die genannte Fehlerquelle zu umgehen. Deshalb wurden die Markcylinder bei derjenigen Dehnung belassen, welche sie beim Herauspräparieren erhielten.

Infolge der aufgehobenen Gewebespannung ist ja bekanntlich ein vom Holzkörper befreiter Markgewebestrang stärker gedehnt, als wenn er sich noch im Gewebeverbande befände. Denn während einem Teil des in den Markzellen entwickelten hydrostatischen Druckes im intakten Spross

durch den Holzkörper das Gleichgewicht gehalten wird, geht beim Herausschneiden, d. h. beim Befreien von der Widerlage, der ganze Druck auf die Markzellwände über, mit anderen Worten diese Zellwände erfahren dabei ein Plus von Dehnung. Es handelt sich hierbei um eine Verlängerung ohne jede Wasseraufnahme; der Markcylinder wird dabei schmäler, sein Volumen wahrscheinlich etwas grösser.[1]) Wird ein Stück des jungen Stengels von Sambucus oder Helianthus 70 mm lang gemacht, so verlängert sich das Mark beim Freilegen auf ca. 74 mm; bei der Plasmolyse tritt eine Verkürzung auf 64—65 mm ein. Das Mark war also im intakten Spross um ca. 5 mm, nach dem Herausschneiden dagegen um ungefähr[2]) 9 mm gedehnt (vergl. Anmerk. S. 9).

Ein solcher, freipräpariert 74 mm langer Cylinder diente nun zu folgendem Versuche. Er wurde zunächst der Länge nach in zwei gleiche Hälften geteilt[3]), und die eine Hälfte plasmolysiert, wobei sie sich von 74 mm auf 64 mm verkürzte; die andere dagegen kam, ohne noch weiter turgescent gemacht zu werden, in eine mit ihrem Zellsaft isotonische Zuckerlösung von 9% [4]). In dieser Lösung blieb die zweite Hälfte 74 mm lang; es trat weder Verlängerung noch Verkürzung ein. Das Ganze wurde auf 2° C. abgekühlt und verblieb so 6 Stunden lang. Durch

[1]) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (1887), pag. 582.

[2]) Ein Teil der Verlängerung beim Herausschneiden des Markes rührt von der Winkeländerung der Zellpolygone her.

[3]) Die Hälften können auch von verschiedener Dicke sein (vergl. S. 10).

[4]) Ueber die Bestimmung des Prozentgehaltes solcher isotonischen Zuckerlösungen vergl. S. 31. Da die isotonische Lösung erst durch Ausprobieren gefunden werden kann, ist es korrekter, die eine Hälfte nicht sofort zu plasmolysieren, sondern sie die mit der anderen vorgenommenen Manipulationen auch durchmachen zu lassen und erst dann in die plasmolysierende Flüssigkeit zu bringen.

die Abkühlung wird das Wachstum ausgeschlossen, wie auf S. 22 näher gezeigt werden soll.

Nach Ablauf der 6 Stunden wurde dieser Markcylinder, welcher während der ganzen Zeit natürlich genau 74 mm lang geblieben war[1]), in derselben Lösung wie die erste Hälfte plasmolysiert: dabei fand eine Verkürzung, nicht auf 64 mm, sondern nur auf 65 mm statt, also war bleibende Dehnung eingetreten. Der Unterschied von 1 mm ist zwar gering, ebenso aber auch die Dauer der Dehnung; in späteren Versuchen werden wir viel stärkere Differenzen bekommen. Erhält die isotonische Lösung eine solche Konzentration, dass der Markcylinder darin seine normale d. h. die im intakten Spross vorhandene Dehnung annimmt, so tritt keine bleibende Verlängerung ein. (Vergl. S. 22.) Gegen diesen Versuch kann man, wenn er das oben Gesagte beweisen soll, einen berechtigten Einwand erheben, nämlich den, dass der Markcylinder sich in der Zuckerlösung sechs Stunden lang unter möglichst unnatürlichen Bedingungen befunden hat: er war während der ganzen Zeit unter Wasser und die Membranen hatten sich dabei mit Zuckermolekülen durchtränkt.

Einem solchen Einwande zu begegnen, dienen die folgenden Versuche, bei denen die von Pfeffer empfohlene Methode des Eingipsens zur Anwendung gelangte. Das Hemmungsmittel, die Verlängerung über 74 mm hinaus zu verhindern, war im vorigen Versuch die isotonische Zuckerlösung, jetzt ist es die mechanische Widerlage des Gipses.

Im Prinzip ist dieser Versuch dem vorigen genau gleich. Die Dehnung hielt aber 100 Stunden lang an, und dementsprechend stellte sich eine grössere bleibende Verlängerung heraus, nämlich eine solche von 4 mm. Die Durchführung des Versuches geschah folgendermaassen:

[1]) Das Charakteristikum einer gut abgepassten isotonischen Lösung besteht eben darin, dass ein lebender Markcylinder in derselben während vieler Stunden gleiche Länge behält.

Der herausgeschnittene, 74 mm lange Markcylinder wurde der Länge nach gespalten und die eine Hälfte in 10prozentiger Kalisalpeterlösung plasmolysiert. Dabei trat eine Verkürzung auf 65 mm ein. Die andere Hälfte wurde in ihrer Länge von 74 mm eingegipst.

Das Eingipsen wurde in der Weise vorgenommen, dass der Gipsbrei in einer etwa 100 mm langen Bahn auf ein Stück Pappe gegossen, dann der Markcylinder hinaufgelegt und nun darüber nochmals eine Lage von Gipsbrei gebracht wurde. So war das Mark auf allen Seiten von der Gipshülle umgeben. Wird die Konsistenz des Gipsbreies geeignet gewählt, so tritt, während die Hülle erhärtet, keine Verlängerung des Markcylinders ein.

Das ganze Präparat wurde hierauf in einen mit feuchter Gartenerde gefüllten Blumentopf gesteckt und ununterbrochen 100 Stunden lang auf einer Temperatur von + 2° C. gehalten. Wie man sieht, waren so dem Markcylinder, von der Temperaturerniedrigung abgesehen, möglichst natürliche Bedingungen geboten; er erhielt eine genügende, aber nicht übermässige Zufuhr von wässriger Lösung und die Atmung konnte weniger gehindert vor sich gehen.

Als der Markcylinder nach 100 Stunden aus der Gipshülle herausgenommen wurde, zeigte er sich vollkommen gesund. Er hätte, wie wir im folgenden Abschnitt sehen werden, doppelt so lange in der Hülle verbleiben können, ohne zu leiden. Vor dem Herausnehmen wurde die Gipshülle an einer Seite so weit abgeschabt, bis der Markcylinder zum Vorschein kam; dann liess sich feststellen, dass derselbe wirklich 74 mm lang geblieben war. Während des Heraushebens trat eine Verlängerung auf 78 mm ein, weil der hydrostatische Druck ganz auf die Zellwände überging.

Diese Hälfte verkürzte sich nun bei der Plasmolyse nicht auf 65 mm, sondern nur auf 69 mm. Die Differenz von 4 mm rührt von einer bleibenden Dehnung her. Wachstum hatte dabei, wie sogleich gezeigt werden soll, gar nicht

stattgefunden. Die Herabminderung der Spannung geschah also nicht durch Wachstum, sondern durch Ueberdehnung. Mit Flächenwachstum der Membranen ist eine Gewichtszunahme der Substanz verbunden, mit Dehnung nicht.

Die hier mitgeteilten Versuche beweisen zur Genüge, dass eine Vermehrung der im intakten Spross vorhandenen Dehnung zu einer bleibenden Verlängerung führt, wenn man die Dehnung lange genug wirken lässt.

Um zu zeigen, dass Wachstum nicht im Spiel war, wurde in folgender Weise verfahren. Nachdem ein Stück des intakten Sprosses von Helianthus annuus 70 mm lang gemacht worden war, wurde das Mark herausgeschnitten; hierbei trat eine Verlängerung auf 74 mm ein. Wie bei den vorigen Versuchen wurde nun auch hier der Markcylinder der Länge nach in zwei Hälften geteilt und von diesen die eine Hälfte in Kalisalpeterlösung plasmolysiert. Die Verkürzung betrug hierbei 10 mm.

Die andere Hälfte blieb dagegen auf dem Tische solange liegen, bis sie durch Verdunsten sich auf ihre ursprüngliche Länge von 70 mm zusammengezogen hatte. Die Dehnung der Zellhäute war nun sicherlich nicht grösser wie im intakten Spross, der Turgor allerdings einstweilen geringer.

Die Verkürzung von 74 mm auf 70 mm wurde absichtlich nicht durch Hineinlegen in eine plasmolysierende Flüssigkeit, sondern durch Verdunsten herbeigeführt, unter anderem schon aus dem einfachen Grunde, um ein Hineindringen von Wasser in die Interzellularräume zu vermeiden.

Der so auf 70 mm verkürzte Markcylinder wurde nun in derselben Weise wie im vorhergehenden Versuche eingegipst und mit seiner Hülle in einen Blumentopf eingepflanzt.[1]) Durch Aufnahme von Flüssigkeit konnten jetzt die Markzellen den der Konzentration ihres Zellsaftes ent-

[1]) Man kann ihn auch direkt in Wasser legen. Vergl. S. 40.

sprechenden hydrostatischen Druck entwickeln, sich dabei aber garnicht oder nur in minimalem Grade verlängern. Vergl. S. 20.

In dieser Gipshülle verblieb der Markcylinder 120 Stunden lang bei einer Temperatur von + 2° C. Nach Ablauf dieser Zeit wurde das Mark herausgenommen und plasmolysiert. Dabei verkürzte es sich genau, ohne dass auch nur $^1/_4$ mm Differenz zu konstatieren war, auf dieselbe Länge wie die andere, vor 120 Stunden plasmolysierte Hälfte. Der Klarheit der Darstellung zu Liebe war oben gesagt worden, dass die letztere sogleich plasmolysiert wurde. In Wirklichkeit geschah dies nicht, sondern sie wurde ebenfalls eingegipst und mit der anderen Hälfte abgekühlt. Erst als diese sicher 2° angenommen hatte, wurde die genannte Hälfte nach Herausnahme aus der Gipshülle plasmolysiert. Beobachtet man diese Vorsichtsmaassregel nicht, so wächst derjenige Markcylinder, welcher längere Zeit im Kühlapparat bleiben soll, ein klein wenig (vergl. S. 38) während des erst nach einigen Stunden erreichten Abkühlens, und man erhält bei der Plasmolyse eine Differenz von $^1/_2$—1 mm zwischen den Längen beider Hälften. Mark von Helianthus annuus und Sambucus nigra (von dem genau dasselbe gilt) wächst also bei + 2° C nicht um das mindeste und die Dehnung bleibt bei Ausschluss des Wachstums absolut dieselbe.

Die Zellmembranen des Markes sind also bei der im intakten Spross vorhandenen Dehnung vollkommen elastisch, d. h. ein Überschreiten der Elasticitätsgrenze kommt im Leben nicht vor.[1])

Bei den bisher geschilderten Experimenten geschah die Dehnung durch hydrostatischen Druck. Wollte man die Versuche unter Anwendung mechanischen Zuges wiederholen, so wäre vor allem eines zu bedenken, dass nämlich

---

[1]) Vergl. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanzen; Leipzig (1892) pag. 242.

die einzelnen Längswände der Markzellen keine geraden Linien, sondern mehr oder weniger stumpfe Winkel mit einander bilden. Wird ein solcher Markcylinder durch mechanischen Zug gestreckt, so wird das Maass der Längenzunahme zum Teil durch Dehnung, zum Teil durch blosse Winkeländerung bedingt. Gehen die Winkel beim Nachlassen des Zuges nicht auf ihre alte Grösse zurück, so bleibt der Markcylinder, selbst wenn keine Dehnung über die Elasticitätsgrenze stattgefunden hat, grösser als vorher. In der That ist es nicht möglich, auf diese Weise zu einem befriedigenden Abschluss zu kommen.

Plasmolysiert man z. B. einen 100 mm langen Markcylinder von Sambucus und steckt durch haarfeine Glasnadeln ein Mittelstück von 65 mm ab, so findet, wenn man mittels Zwirnsfäden diesen Markcylinder in einem in 10-prozentiger Kalisalpeterlösung schwimmenden Holzrahmen auf 70 mm ausdehnt, ganz sicher kein Überschreiten der Elasticitätsgrenze statt. Schneidet man nun nach Verlauf von etwa sechs Stunden die Fäden durch, so geht das Mark anstatt auf 65 mm nur auf 67 mm zurück. Auf diese Weise kommt man also nicht zum Ziele.

Ganz anders dagegen ist es, wenn man, anstatt das Mark, wie in dem eben angeführten Versuch, bei der Dehnung auf konstanter Länge zu halten, eine konstante Kraft in Form eines Gewichtstückes wirken lässt.

Wird ein elastisches Band mit einem Gewicht belastet, so dehnt es sich unter dem Einflusse desselben zunächst auf eine bestimmte Länge aus. Ist das Gewicht so schwer, dass es ein Überschreiten der Elasticitätsgrenze bewirkt, so dauert die Verlängerung an, das Gewicht wird sich also, wenn auch wenig, mehr und mehr senken. Ebenso verhält es sich mit einem Markcylinder, nur muss man eben berücksichtigen, dass die Längswände der Zellen nicht genau parallel verlaufende Lamellen bilden. Die durch das Gewicht sofort verursachte Verlängerung rührt also nicht von Dehnung allein her. Ist nun hierbei, durch gleichzeitige Deh-

nung und Winkeländerung eine bestimmte Verlängerung erreicht und dauert dieselbe dadurch, dass mit langer, anhaltender Dehnung ein Überschreiten der Elasticitätsgrenze stattfindet, fort, so ist wiederum das bewiesen, was bereits die früheren Versuche ergaben.

Wie im Folgenden gezeigt werden soll, finden sich die Erwartungen bestätigt.

Um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, will ich das zum Beweise meiner Behauptungen erforderliche Zahlenmaterial gleichzeitig zur Erledigung einer zweiten Frage verwenden, nämlich der, ob die Temperatur[1]) auf die eben besprochene, durch Zug bewirkte Dehnung einen Einfluss hat. Man wird die Stellung dieser Frage für unnötig halten, weil ein Einfluss der Temperatur auf die Dehnung kaum zu erwarten sei. Das Folgende wird lehren, dass ein solcher Einfluss zwar nicht mit den gewöhnlichen Messinstrumenten festgestellt werden kann, wohl aber mit dem Kathetometer.

Da es sich hier um höchst subtile Versuche handelt, mag es gestattet sein, diejenigen Momente, welche zur Vermeidung von Fehlerquellen unbedingt beachtet werden müssen, besonders scharf hervorzuheben.

Die Ausführung der Versuche geschah in folgender Weise. Aus dem Stengel von Nicotiana Tabacum[2]) wurde ein Markcylinder von 100 mm Länge herausgeschnitten und durch einen 2—3stündigen Aufenthalt in 10prozentiger Kalisalpeterlösung plasmolysiert. Zur Begrenzung eines bestimmten Mittelstückes dienten haarfeine Glasnadeln, an welche je ein Köpfchen durch Hineinhalten in eine Gasflamme angeschmolzen worden war.

[1]) Ein Einfluss des Lichtes auf die Dehnbarkeit der Epidermiszellen wird von v. Weinzierl behauptet. Vergl. Sitzungsberichte der Wiener Akademie (1877) Bd. 76. Abt. 1. pag. 439.

[2]) Beim Mark des Tabaks bilden die Längswände, nebenbei bemerkt, ziemlich gerade Linien.

Um das Fernrohr des Kathetometers recht genau einstellen zu können, wurden die Glasköpfchen mit Eisenlack schwarz gefärbt. Auf diese Weise waren Tuschpunkte ersetzt. An jedem Ende wurde dann ein ungefärbter Zwirnsfaden befestigt, an dessen einem das dehnende Gewicht hing, während das andere so in einen Schraubstock gespannt wurde, dass dieser obere Faden etwa 20 cm zwischen den beiden Befestigungsstellen maass. Um den Turgor dauernd auszuschliessen, liess ich den so behandelten Markcylinder in ein mit 10prozentiger Kalisalpeterlösung gefülltes, durchsichtiges Glasgefäss herabhängen.

Hinter demselben stand der Beleuchtung halber ein Argandbrenner. Durch schwaches Tordieren des oberen Fadens lässt sich der Markcylinder leicht so stellen, dass seine Marken bequem durch das Fernrohr gesehen werden können. Steht der Apparat genau lotrecht, so liegen die beiden schwarzen Glasköpfchen in derselben Vertikalen. Ist also der Schnittpunkt des Fadenkreuzes auf die Mitte der einen Marke eingestellt, so steht er, wenn der Schlitten mit dem Fernrohr gesenkt wird, von selbst schon auf die Mitte der zweiten ein.

Drei Bedingungen müssen, wenn die Versuche gelingen sollen, wohl beachtet werden. Der Beobachter muss während derselben Messung auf demselben Fleck stehen bleiben, die Mitte des Fadenkreuzes genau auf die Mitte des Glasköpfchens einstellen und dafür sorgen, dass die Glasnadeln bis zur Berührung des Köpfchens mit dem Markcylinder durch denselben gesteckt werden. Das Abrutschen der Fäden kann durch vorgesteckte Nadeln verhütet werden.

Wollen wir nun untersuchen, ob bei verschiedenen Temperaturen sich zwei sonst gleiche Markcylinder ungleich stark dehnen, so müssen wir vorher die Zuverlässigkeit der ganzen Methode dadurch prüfen, dass wir sehen, ob sich dieselben bei gleicher Temperatur wirklich genau gleich stark verlängern. In der That erwies sich die Methode als brauchbar.

Als Beispiel diene folgender Versuch. Ein plasmolysierter Markcylinder wurde in zwei möglichst gleiche Hälften gespalten und jede derselben mit einem Gewicht von 15 g belastet.

Dadurch verlängerte sich die eine Hälfte um 13,1 %, die andere um 12 %.[1]) Nach 24 Stunden hatten beide genau die gleiche weitere Verlängerung erfahren, nämlich 0,55 %. Die einzelnen Messungswerte lasse ich für dieses Beispiel der Kürze halber fort. Also selbst ein kleiner Unterschied in der Stärke der Dehnung (1 %) beeinträchtigt die Zuverlässigkeit der Methode nicht im mindesten.

Nach diesen einleitenden Auseinandersetzungen wollen wir zur Besprechung der für die Beantwortung der gestellten Fragen maassgebenden Versuche übergehen. Als Zahlenbeispiel ist dabei diejenige Tabelle ausgesucht worden, nach welcher der durch ungleiche Temparaturen bedingte Unterschied in der Verlängerung am geringsten ausgefallen ist.

Ein Markcylinder von Nicotiana Tabacum von 100 mm Länge wurde durch einen Längsschnitt in zwei gleiche Hälften geteilt und plasmolysiert. Das durch die Marken nach der Plasmolyse abgesteckte Mittelstück hatte bei der einen Hälfte eine Länge von 66,10 mm, bei der anderen eine solche von 66,40 mm.[2])

Hierauf wurden beide in der oben näher angegebenen Weise mit je 15 g belastet und an einem Faden aufgehängt. Bei der nun eintretenden Verlängerung ergab sich für beide die Länge von 73,85 mm.[3])

[1]) Es ist kaum möglich, einen Markcylinder so zu spalten, dass sich beide Hälften bei derselben Belastung um genau das gleiche Maass ausdehnen.

[2]) Es war natürlich meine Absicht, gleiche Stücke an beiden Hälften abzustecken, indessen ist das nur annähernd möglich. Die Längen 66,10 mm und 66,40 mm wurden nicht mit dem Lineal, sondern mit dem Kathetometer gemessen.

[3]) Diese Werte sind erst durch nachträgliche Umrechnung der Anfangslängen gleich gemacht worden. Die Anfangslängen sind also nicht die direkt beobachteten Werte.

Während die Temperatur der 10 prozentigen Kalisalpeterlösung, in welche die 66,10 mm lange Hälfte herabhing, 13 ° C. betrug, besass die für die andere Lösung bestimmte 66,40 mm lange Hälfte eine solche von 25 ° C. Dabei waren 13 ° C. Zimmertemperatur, die zweite Lösung musste also künstlich warm gehalten werden. Es geschah dies dadurch, dass der mit Salpeterlösung gefüllte Glashafen in ein grosses, etwa 10 Liter Wasser enthaltendes Glasgefäss gesetzt und das Ganze von unten mit einer kleinen, dauernd brennenden Gasflamme erwärmt wurde. War eine Abkühlung nötig, so wurde das grosse Gefäss mit Eis und Wasser gefüllt. Es braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden, dass die 73,85 mm ergebende Messung erst ausgeführt wurde, nachdem beide Hälften die verschiedenen Temperaturen wirklich angenommen hatten. Die bei mehrmaligem Messen sich ergebenden Werte können um $^1/_{20}$ mm abweichen; es ist also erforderlich, aus einer Reihe von Messungen das Mittel zu nehmen.

Nach 24 Stunden wurde eine dritte Messung vorgenommen; dieselbe ergab für die wärmere Hälfte eine Länge von 74,15 mm, für die kältere dagegen eine solche von 74,09 mm. Der Unterschied in der innerhalb der genannten Zeit eingetretenen Verlängerung beträgt demnach 0,41 %—0,32 % = 0,09 %, d. h. cr. $^1/_{10}$ %, ist also sehr gering, aber wirklich vorhanden.[1])

[1]) Der Ausdehnungskoeffizient des trocknen Holzes ist bei Erhöhung der Temperatur um 12 ° unmessbar klein.

Hatte ein mit 15 gr. belasteter Markcylinder eine Temperatur von 2 ° und wurde dieselbe auf 19 ° gesteigert, so war dabei innerhalb der ersten Stunden keine Spur einer Verlängerung zu konstatieren. Also auch der Ausdehnungskoeffizient des Markes ist für die genannte Temperaturerhöhung unmessbar.

Einen Einfluss der Temperatur auf die elastischen Kräfte kennen wir in der Physik bei den Stimmgabeln.

Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Zellwände bei Plasmolyse in heissem Wasser vergl. I. Abschnitt.

Stellen wir die einzelnen Zahlenwerte noch einmal tabellarisch zusammen, so ergiebt sich folgendes Schema:

Wärmere Hälfte (25°)	Kältere Hälfte (13°)
Anfangslänge 66,10 mm	66,40 mm
Nach Anhängen	
von 15 gr. 73,85 mm	73,85 mm
nach 24 Stunden 74,15 mm	74,09 mm

Weitere Tabellen hier anzuführen, dürfte wenig Interesse haben. Es mag genügen hervorzuheben, dass die durch ungleiche Temperatur bedingte Verschiedenheit in der Grösse der nachträglichen Dehnung im Mittel 0,1 % betrug, mochten die Temperaturen 2° C. bezw. 15° C., oder 15° bezw. 30° C. betragen. Es ist also, genau genommen nicht gleichgültig, ob eine Dehnung bei 2° oder bei 30° C. vorgenommen wird. Das Maximun der Belastung betrug etwa 20 g; mehr durfte die dehnende Kraft deshalb nicht betragen, weil sonst ein Zerreissen des Markes an der Befestigungsstelle des Fadens eintrat.

Hatte der Versuch 24 Stunden gedauert, so war nach Ablauf dieser Zeit kein einziger der Plasmaschläuche in den Markzellen getötet.

Die Ergebnisse, welche diese Versuche bieten, sind zweierlei Art. Zunächst folgt, was die früheren Experimente schon hinlänglich bewiesen hatten, dass eine Dehnung, welche über das Maass der im intakten Spross vorhandenen hinausgeht, bei langer Dauer (10—100 Stunden) der Versuchsanstellung zu einer bleibenden Dehnung führt. Weshalb diese Folgerungen aus den letztgenannten Versuchen gezogen werden müssen, war S. 24 gesagt.

Dann aber folgt als zweites Ergebnis, welches zunächst als reine Thatsache hingenommen werden muss, dass schon Temperaturunterschiede von ca. 15° einen messbaren Einfluss auf die Dehnbarkeit ausüben. Die resultierende Differenz liegt für die in Frage kommenden Apparate an der Grenze der Messbarkeit wenigstens bei Nicotiana

Tabacum. Streng genommen ist also die Dehnbarkeit des Markes im Sommer anders als im Winter.

Den Schluss dieses Abschnittes sollen Untersuchungen am lebenden Markgewebe über die Zunahme des elastischen Widerstandes mit dem Alter[1]) bilden. Es ist ja allbekannt, dass die Tragfähigkeit von Geweben im Dauerzustand grösser ist als bei meristematischer Natur derselben d. h. junges Mark z. B. lässt sich leichter zerreissen als älteres.

Es soll nun versucht werden, einen Weg zu finden, auf dem der Betrag des einer dehnenden Kraft durch die Elasticität der Zellhäute entgegengesetzten Widerstandes in seiner Zunahme mit dem Alter numerisch zu bestimmen ist. Man könnte dies dadurch thun, dass man zwei verschieden alte Markcylinder auswählt und durch Anhängen von Gewichten ihre Tragfähigkeit prüft. Eine solche Versuchsanstellung ist deshalb nicht gut möglich, weil die zarten Markcylinder an den Befestigungsstellen im Schraubstock oder am unteren Teile, wo die Gewichte angehängt werden, zerreisst. Es dürfte auch schwer halten, sich einen Markcylinder mit überall gleichen Querschnitten zurecht zuschneiden.

Lässt uns die Dehnung durch mechanischen Zug im Stich, so bleibt noch die Dehnung durch hydrostatischen Druck. Auf diesem Wege ist ein Resultat verhältnismässig leicht zu erzielen.

Am einfachsten wäre es, zwei verschieden alte Markcylinder aus ein und demselben Stengel einer Sonnenblume herauszuschneiden, beide gleich 70 mm lang zu machen und dann in reines Wasser zu legen. Aus der nun eintretenden ungleichen Verlängerung könnte man dann ermitteln, um wieviel der elastische Widerstand des älteren Markcylinders dem jüngeren gegenüber zugenommen hat, weil einer geringeren Verlängerung ein grösserer Widerstand entspricht.

---

[1]) Aeltere Markzellmembranen sind dickwandiger und dichter. Vergl. S. 35.

Wodurch derselbe bedingt wird, ob durch Dickenzunahme der Wand oder durch Einlagerung irgend welcher Substanzen, mag dahingestellt bleiben.

Bei einer derartigen Versuchsanstellung würde man aber zweierlei unberücksichtigt lassen, nämlich die, nach dem Herausschneiden thatsächlich vorhandene, ungleich starke Dehnung der beiden Markcylinder und ihren verschiedenen Gehalt an osmotisch wirksamen Substanzen.

Um die erste Fehlerquelle zu eliminieren, wird man am besten vom ungedehnten Zustande ausgehen, weil man auf diese Weise am einfachsten gleiche Anfangszustände erhält.

Es werden also beide Markcylinder erst plasmolysiert und dann nach eingetretener Entspannung der Zellhäute gleich lang gemacht.

Schwieriger ist es, die Konzentration der Zellsäfte so zu regulieren, dass die Zellen des mehr meristematischen wie die des älteren Markcylinders mit derselben Kraft Wasser anziehen, d. h. durch gleich starken hydrostatischen Druck gedehnt werden. Im allgemeinen wird sich zeigen, dass der Gehalt des jüngeren Markcylinders an osmotisch wirksamen Stoffen grösser ist, dass dieser also, wenn er in reines Wasser gelegt wird, begieriger Wasser aufnimmt. Um dies zu verhindern, muss man die osmotische Saugkraft dieses Markcylinders schwächen; das kann in folgender Weise geschehen:

Man ermittelt die Konzentration der Zuckerlösung, welche gerade nötig ist, den jüngeren Markcylinder zu plasmolysieren und vergleicht dieselbe mit derjenigen Zuckerlösung, welche bei dem älteren Markcylinder Plasmolyse herbeiführt. Man hat dann zwei Zuckerlösungen, welche mit den entsprechenden Zellsäften bei Entspannung der Membranen isotonisch sind. Die Differenz des Prozentgehaltes beider besagt, um wieviel der junge Markcylinder den älteren im Gehalt an osmotisch wirksamen Substanzen übertrifft.

Bringt man nun den älteren Markcylinder in reines Wasser und den jüngeren in eine Zuckerlösung, deren Prozentgehalt der oben genannten Differenz entspricht, so ziehen beide mit derselben Kraft Wasser an, d. h. sie verhalten sich so, als ob sie den gleichen Gehalt an osmotisch wirksamen Substanzen besässen. Nun erst kann die Versuchsanstellung als fehlerfrei betrachtet werden.

Ehe wir zur Besprechung konkreter Beispiele übergehen, mag noch folgendes hervorgehoben werden.

Wie im ersten Abschnitt ausgeführt worden war, darf man Markcylinder mit Zuckerlösungen nicht plasmolysieren, und doch müssen die dem Zellsaft isotonischen Lösungen solche von Zucker sein, denn ihre Konzentration ist, weil die Lösung durch Verstärken oder Verdünnen erst ausprobiert werden muss, unbekannt, muss also erst nachträglich bestimmt werden. Auf einfache Weise ist die Bestimmung der Konzentration nur für Lösungen von Zucker möglich und zwar mit Hülfe eines Polarisationsapparates. Bei meinen Untersuchungen wurde der Prozentgehalt der Zuckerlösungen durch ein Wild'sches Polaristrobometer bestimmt. Um diesen Apparat benutzen zu können, mussten die plasmolysierenden Lösungen also solche von Zucker sein. Die Untersuchungen des ersten Kapitels waren des genannten Apparates wegen nötig. Die Plasmolyse wurde aber immer erst mittels Kalisalpeterlösung ausgeführt und dadurch die wahre, allein durch Entspannung bedingte Kontraktion ermittelt. Erst dann wurde eine Zuckerlösung hergestellt, welche den Markcylinder bei der eingetretenen Verkürzung beliess. Diese Zuckerlösung besass dann den zur Plasmolyse gerade notwendigen Konzentrationsgehalt.

Ich wählte zu den folgenden Versuchen nur solches Mark, welches auf dem Querschnitt homogen erschien, dessen centrale Zellen also noch vollkommen lebend waren. Dementsprechend war der ältere Markcylinder, von der Spitze des Stengels an gerechnet, etwa dem dritten Decimeter entnommen.

Zwei Beispiele mögen das Gesagte näher erläutern. Beim ersten Versuche hatte sich der jüngere Markcylinder aus einem Stengel von Helianthus annuus bei der Plasmolyse durch 10 prozentige Kalisalpeterlösung von 70 auf 60,5 mm, der ältere auf 66 mm verkürzt (vergl. S. 12). Die Konzentration der Zuckerlösungen wurde nun so gewählt, dass der jüngere Markcylinder darin nicht die Länge 60,5 mm, sondern 60,5 mm + 1,5 mm annahm, der ältere statt 66 mm 66 + 1 mm lang wurde. Die Zugabe von 1—2 mm geschah deshalb, weil den betreffenden Lösungen auch wirklich eine bestimmte Länge der Markcylinder entsprechen sollte. Ist z. B. ein Markcylinder bei 60,5 mm Länge plasmolytisch, so könnte die seinem Zellsaft isotonische Lösung 15 % oder 16 % betragen, unter Umständen würde der Markcylinder in beiden Lösungen die Länge 60,5 mm beibehalten. Ist er dagegen nicht vollkommen entspannt, so bringt jede Aenderung der Konzentration auch eine Aenderung der Länge des Markcylinders mit sich.

Die dem Zellsafte des jüngeren Markcylinders isotonische Zuckerlösung[1]) hatte einen Gehalt von 15 %, die des älteren dagegen einen solchen von 13 %.

Die Differenz betrug also 15—13 = 2 %.

Nun wurden beide gleich lang = 62 mm gemacht.

Der jüngere kam dann in eine Zuckerlösung von 2 %, der ältere in reines Wasser. Die Kraft, mit der jetzt beide Wasser anzogen, war vollkommen gleich, ebenso ihre Anfangslänge.

Um Wachstum auszuschliessen erhielten beide eine Temperatur von 2 ° C.

Nach 24 Stunden hatte sich der jüngere Markcylinder auf 91,5 mm, der ältere auf 82 mm ausgedehnt.

Da nun, wie bereits oben (S. 29) erwähnt worden ist, der einer Ausdehnung entgegengesetzte Widerstand der-

[1]) Das Abpassen der isotonischen Zuckerlösungen ist mit einiger Mühe verknüpft. Es empfiehlt sich, während des Ausprobierens den Lösungen eine Temperatur von 25-30° C. zu geben.

selben umgekehrt proportional ist, so ergiebt sich für den älteren Markcylinder ein Widerstand von $\frac{29,5}{20} = 1,5$, wobei der des jüngeren als Einheit gewählt ist. Der Widerstand des älteren Markcylinders ist also um die Hälfte des dem jüngeren entsprechenden Widerstandes gewachsen.

Bei einem zweiten Versuch ging der jüngere Markcylinder bei der Plasmolyse auf 62,5 mm, der ältere auf 67 mm zurück.

In 15prozentiger Zuckerlösung verlängerte sich der erste bis 62,5 + 2,5 mm, der ältere in 12prozentiger auf 67 + 2 mm. Von dem letztgenannten wurden nun 4 mm abgeschnitten, um beide gleich lang zu machen. Entsprechend der Differenz von 3 % der beiden oben erwähnten Lösungen kam der jüngere Markcylinder in eine kalte 9prozentige, der ältere in eine kalte 6prozentige Zuckerlösung.

Nach 9 Stunden hatte sich der eine von 65 mm auf 76 mm, der andere von 65 mm auf 72 mm verlängert.

Der Widerstand des älteren betrug also $\frac{11}{7} = 1,6$, (der des jüngeren gleich 1 gesetzt).

Nach weiteren 15 Stunden war eine Verlängerung auf 81 mm bezw. 75 mm eingetreten, womit ein Widerstand des älteren von $\frac{16}{10} = 1,6$ gegeben ist; dadurch dass wir den Versuch länger dauern liessen, änderte sich dieser Wert also nicht.

Liesse man die Ausdehnung noch weiter gehen d. h. bliebe der Versuch noch im Gange, so würde nach weiteren 3 Stunden jeder Cylinder um ca. $^1/_2$ mm länger geworden sein.

Brächte man den jüngeren Markcylinder in die Lösung des älteren, also aus der 9prozentigen in die 6prozentige, so würde er sich im Anfang natürlich viel schneller ausdehnen (in 3 Stunden von 81 mm auf 86 mm).

III. Abschnitt.

Untersuchungen über Entspannung der Membranen durch Wachstum.

Die im vorigen Abschnitt unter Anwendung von Gipsverbänden ausgeführten Versuche wurden stets bei einer Temperatur von so geringer Höhe angestellt, dass Wachstum dabei völlig ausgeschlossen war. Es hatte sich gezeigt, dass die Zellmembranen eines stärker als im intakten Spross gedehnten Markcylinders durch bleibende Dehnung zum Teil entspannt wurden, dass dagegen bei einem solchen, dessen Membranen in ihrer gewöhnlichen Dehnung belassen wurden, keine Veränderungen eintraten, die Dehnung also nach wie vor dieselbe blieb. (Vgl. S. 22.)

In diesem Abschnitte nun sollen dieselben und ähnliche Versuche wiederholt werden, aber nicht bei Ausschluss des Wachstums, sondern bei einer Temperatur von 20—25° C.

Dabei kommen wir auf Untersuchungen, welche sich zum Teil aufs engste an die von Pfeffer in seiner Abhandlung über „Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen“ [1]) mitgeteilten anschliessen. Soweit es sich bei meinen Versuchen um durch Wachstum verursachtes Entspannen der Zellhäute bei Vorhandensein einer dem Markcylinder allseitig anliegenden, festen Widerlage handelt, brauchte ich zur näheren Orientierung nur bestimmte Stellen (z. B. pag. 289, 306, 311—320) der genannten Arbeit zu citieren.

Da es sich indessen bei den hier folgenden Experimenten nicht allein um Wachstum, sondern in einigen Fällen gleichzeitig auch um bleibende Dehnung und Berücksichtigung der durch Aufheben der Gewebespannung

[1]) W. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Leipzig (1893).

bedingten Veränderungen handelt, wird die Erscheinung zu kompliziert, als dass ein blosses Verweisen auf die oben genannte Arbeit genügende Aufklärung geben könnte. Es wird sich deshalb empfehlen, die für die vorliegenden Versuche maassgebenden Gesichtspunkte zunächst an einem Spross von Sambucus nigra oder Helianthus annuus in ihrem Zusammenhange zu erläutern.

Wie bekannt zeigen sich in einem wachsenden Spross die ersten, messbaren Spuren von Gewebespannung zwischen Holzkörper und Mark in einiger Entfernung von dem meristematischen Gipfel, und zwar rührt dieselbe her von einem dem Xylem gegenüber lebhafteren Wachstumsbestreben des Markes. Dadurch entsteht bekanntlich für das letztere Druck-, für das erstere Zugspannung. Mit dem Auftreten von Tüpfelgefässen hört das Längenwachstum des Xylems, überhaupt aller älteren Partieen des ganzen Sprosses auf, während das des Markes fortdauert. Das Mark muss dann wachsen, ohne an Länge zunehmen zu können, es findet also Wachstum bei Vorhandensein einer rings geschlossenen, unverrückbaren Widerlage statt. Das Resultat eines solchen Wachstums äussert sich in einer mehr und mehr fortschreitenden Entspannung, verbunden mit Verdichtung der Membransubstanz. Der hydrostatische Druck an sich erfährt dadurch keine Veränderung, wohl aber der auf die Widerlage ausgeübte Zug; denn in dem Maasse, wie die Membranen entspannt werden, überträgt sich der hydrostatische Druck auf die Widerlage. Es wird demselben also zum Teil von der Zugspannung des Xylems, zum Teil von der Zugspannung der Markzellmembranen das Gleichgewicht gehalten, denn was dieMembranen an Zugspannung durch Wachsen verlieren, muss der Holzkörper übernehmen. Führt das Wachstum dadurch, dass der Wachstumstrieb lange genug anhält, schliesslich bis zum Entspannen der Membranen, was, wie Pfeffer gezeigt hat, bei Wurzeln, und wie im Folgenden dargethan werden soll, beim Mark in der That vorkommt, so wirkt der gesamte hy-

drostatische Druck voll und ganz auf die das Mark wie eine Widerlage umgebenden Xylemgewebe, und der letzte Rest des Wachstums vollzog sich, ohne dass die Membranen gedehnt waren. Es ist danach Wachstum ohne Dehnung der Haut möglich, eine Behauptung, die mit den in neuerer Zeit von verschiedenen Forschern[1]) gemachten Beobachtungen im Einklang steht. Ginge das Wachstum, was, wie das Folgende lehren wird, wirklich geschieht, noch weiter, so würde es gegen den Turgor oder besser gesagt, gegen den hydrostatischen Druck stattfinden, also Einlagerung kleinster Teilchen unter Überwindung einer Druckspannung in der Wachstumsrichtung bedeuten.[2])

Es ist hiernach gleichgültig, ob man einen älteren, durch Wachstum fast oder ganz entspannten, oder einen jüngeren, im intakten Spross noch erheblich gedehnten Markcylinder herausschält, stets wird sich derselbe dabei verlängern, weil der hydrostatische Druck in beiden Fällen in seiner ganzen Grösse auf die Zellhäute wirkt; Gewebespannung ist demnach, solange das Mark lebt, immer vorhanden.

Erst die Plasmolyse kann darüber Aufschluss geben, wie stark beide gedehnt waren, als sie sich noch im Gewebeverbande befanden. Gehen die Markcylinder unter die im intakten Spross vorhandene Länge zurück, so waren sie gedehnt, machen sie bei der Kontraktion gerade bei dieser Länge Halt, so war völlige Entspannung erreicht worden, bleiben sie endlich grösser, so hatte Wachstum gegen einen Druck stattgefunden.

Ersetzt man nun das als Widerlage dienende Xylem durch eine Gipshülle, so gilt ohne Weiteres das, was

[1]) Vergl. Krabbe, Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen. Berlin (1886) pag. 66 und ff.

[2]) Wo in dieser Arbeit von Wachstum die Rede ist, ist Flächenwachstum durch Intussusception gemeint. Vergl. Pfeffer l. c. pag. 431. Das Auftreten neuer Querwände (Zellteilung) kommt bei meinen Untersuchungen nicht in Betracht.

Pfeffer über die mit Wurzeln ausgeführten Versuche gesagt hat (l. c. pag. 311 bis 320).

Wesentlich für die folgenden Untersuchungen ist die Stärke der Dehnung, bei welcher man eingipst. Geschieht dies bei der Länge, welche der Markcylinder beim Herauspräparieren erhält, so wird nach längerer Zeit bleibende Dehnung eintreten (vergl. S. 20), und beträgt die Temperatur dabei 20—25° C., so ist gleichzeitig noch Wachstum möglich.

Lässt man den Markcylinder dagegen erst durch Verdunsten sich soweit kontrahieren, dass er die im intakten Spross vorhandene Länge erreicht, so tritt nach längerem Aufenthalt in der Gipshülle zwar eine bleibende Verlängerung, aber keine bleibende Dehnung ein, die Entspannung wird einzig und allein durch Wachstum bedingt. Wir werden im Folgenden sehen, dass es in Bezug auf die bleibende Verlängerung durchaus nicht gleichgültig ist, bei welcher der beiden genannten Dehnungen die Markcylinder eingegipst werden.

Betrachten wir zunächst einige derselben, die bei einer Dehnung eingegipst wurden, welche die im intakten Sprosse vorhandene überwiegt. Ein Teil derselben soll dabei einer Temperatur von 20° C., der andere einer solchen von + 2° C. ausgesetzt werden; die einen können also wachsen, die anderen nicht. Dieser Versuch leitet uns demnach aus dem vorigen Kapitel zu dem neuen über.

Es wurden sechs möglichst gleiche Sprosse von Helianthus tuberosus ausgewählt und aus jedem wurde ein 70 mm langes Stück herausgeschnitten.

Beim Freipräparieren trat eine Verlängerung der Markcylinder auf 74—75 mm ein. Hierauf wurden alle der Länge nach halbiert und die einen sechs Hälften plasmolysiert, wobei sie sich alle auf etwa 65 mm verkürzten, während die anderen sechs Hälften in ihrer Länge von 74—75 mm eingegipst wurden. Drei davon kamen in einen mit Gartenerde ge-

füllten Blumentopf von 20° C., die anderen drei in einen solchen von + 2° C.

Nach Verlauf von ca. 100 Stunden wurden alle sechs Hälften von ihren Gipshüllen befreit, wobei sie sich alle vollkommen lebend erwiesen.

Durch Plasmolysieren verkürzten sich die drei Hälften, welche der höheren Temperatur wegen wachsen konnten, auf 72—72,5 mm, diejenigen dagegen, welche abgekühlt waren, auf 69—69,5 mm. Man sieht, dass sich je drei Markcylinder so übereinstimmend verhalten haben, wie man es nur wünschen konnte. Die bleibende Verlängerung beträgt für den einen Teil der Markcylinderhälften ca. 4 mm und ist durch Ueberdehnung allein bedingt für den anderen ca. 7 mm, wobei Ueberdehnung und Wachstum gleichzeitig im Spiel sind. Die 20° warmen Markcylinder werden in den ersten 4—6 Stunden normal gewachsen sein, d. h. es ist eine Entspannung um 2—3 mm durch reines Wachstum eingetreten. Nach Verlauf dieser Zeit aber machte sich auch das Entspannen durch bleibende Dehnung geltend, sodass man es in diesem Stadium mit Wachstum von Membranen zu thun hat, welche die Elasticitätsgrenze überschritten haben. Wie lange dieses Verhältnis andauert, hängt von der Stärke der am Beginn des Versuches vorhandenen Dehnung ab. [In der freien Natur kommen solche Fälle niemals oder höchstens ausnahmsweise vor, weil so bedeutend gesteigerte Dehnungen selten sind; nur beim Experimentieren hat man es oft mit Membranen zu thun, welche überdehnt sind (vergl. S. 19).] Ist nach einiger Zeit die normale Dehnung durch das eben geschilderte Zusammenwirken von Wachstum und Ueberdehnung eingetreten, so wird die betreffende Hälfte nur noch durch Wachstum allein entspannt.

Wenn man also einen Markcylinder über das Maass seiner gewöhnlichen Dehnung hinaus verlängert, so kann die Ursache der nach längerer Zeit eintretenden bleibenden Verlängerung zweifacher Art sein, nicht Wachstum allein.

Zu demselben Ergebnis führt folgender Versuch. Das Mark eines 70 mm langen Stückes des intakten Sprosses von Helianthus annuus wurde herausgeschält und dabei eine Verlängerung auf 74 mm konstatiert. Hierauf wurde dieser Markcylinder der Länge nach gespalten, und die eine Hälfte durch Verdunsten auf die Länge von 70 mm gebracht.

Bei diesen Längen von 70 und 74 mm kamen beide in Gipshüllen und blieben so bei Zimmertemperatur ca. 100 Stunden lang. Die längere Hälfte ging nach Verlauf dieser Zeit bei der Plasmolyse auf 72 mm, die kürzere auf 68,5 mm zurück. Daraus darf man nicht ohne weiteres schliessen, dass die stärker gedehnte Hälfte deshalb länger geblieben ist, weil sie schneller gewachsen ist; es kommen hier eben zwei Faktoren in Betracht. Welchen Anteil jeder einzelne derselben an der bleibenden Verlängerung nimmt, lässt sich nicht ermitteln.

Es ist hierbei also bereits ein Versuch angestellt worden, bei welchem ein in einer Gipshülle bei normaler Dehnung befindlicher Markcylinder gewachsen war. Bei der Plasmolyse stellte sich heraus, dass derselbe noch um 1,5 mm gedehnt war, dass also ein Teil der Dehnung allein durch Wachstum aufgehoben worden ist. Es liegt die Frage nahe, ob ein noch längerer Aufenthalt in der Gipshülle schliesslich zur Entspannung der Zellmembranen geführt hätte. Diese Frage ist von Pfeffer für verschiedene Wurzeln, z. B. für Helianthus annuus, bereits bejaht worden (l. c. pag. 311 ff.).

Bei Wurzeln ist die wachstumsfähige Zone klein, etwa nur 10 mm lang; bei der Plasmolyse wird also nur eine geringe Verkürzung eintreten. Um so interessanter war es, festzustellen, dass bei dem durch Plasmolysieren sich wesentlich stärker verkürzenden Mark von Sambucus nigra und Helianthus annuus ebenfalls Entspannung der Membranen durch Wachstum sich nachweisen lässt.

Schneidet man aus einem möglichst alten Stengel

von Helianthus annuus, der aber noch lebendes Mark besitzt, ein etwa 3 mm breites Stück mit Mark, Holz und Rinde heraus und macht es genau 70 mm lang, so kann man nach dem Abtrennen des Markes mittels eines Längsschnittes und nach erfolgter Plasmolyse desselben unter etwa fünf Proben immer eine finden, bei welcher das Mark nur auf 70 oder 71 mm zurückgeht, im intakten Spross also ungedehnt oder sogar gedrückt war. Ob währenddessen Turgorschwankungen vorgekommen sind oder nicht, ist für die ganze Betrachtung vollkommen gleichgültig.

Stellt man diesen Versuch, den hier die Natur selbst ausführt, künstlich durch Einhüllen in Gips an, so erzielt man dasselbe Resultat und zwar innerhalb ca. 180 Stunden, während in der freien Natur der Entspannungsprozess vielleicht einige Monate gedauert hat. Dabei ist aber zu erwägen, dass beim Spross die Widerlage lange mitwächst, denn z. B. bei Sambucus ist 1—1½ Fuss abwärts von der Spitze noch kein einziges Tüpfelgefäss oder Bastelement ausgebildet. Weitere Gründe hierfür sollen noch später erörtert werden. (Vergl. S. 43.)

In dieser Richtung habe ich zahlreiche, höchst einfache Versuche mit Sambucus nigra und Helianthus annuus angestellt, wobei ich gleichzeitig ein Wachstum bei Druckspannung in der Flächenrichtung mit Sicherheit nachgewiesen zu haben glaube[1]).

Es wurde das Mark aus einem 70 mm langen Stück eines intakten, jungen Sprosses herausgeschnitten (dabei trat eine Verlängerung ein) und dann, nachdem es längere Zeit auf dem Tisch gelegen hatte, bei einer Länge von 70 mm eingegipst. So blieb es ca. 180 Stunden lang bei Zimmertemperatur unter Wasser liegen. Die Gipshüllen in einen Blumentopf zu stecken, ist für diese Versuche in-

[1]) Dass Wachstum bei Druckspannung in radialer Richtung möglich ist, weiss man bereits seit Jahrzehnten; und wenn in der Richtung des Radius ein solches Wachstum möglich ist, kann man es für die Flächenrichtung von vorn herein erwarten.

sofern unzweckmässig, als wegen mangelnder Wasserzufuhr die meisten Markcylinder nach einiger Zeit zu schrumpfen beginnen. Unter Wasser dagegen halten sie sich ganz merkwürdig frisch.[1]) An Sauerstoff fehlt es deshalb nicht, weil reichlich Interzellularräume vorhanden sind.

Hierauf wurde an einer Seite die Gipshülle mit einem Messer soweit abgeschabt, bis der Markcylinder zum Vorschein kam und festgestellt werden konnte, dass er 70 mm lang geblieben war. Dann wurde er herausgenommen (wobei eine Verlängerung auf 75—78 mm[2]) eintrat) und plasmolysiert. Unter einer Reihe von Markcylindern blieben dann die meisten 70 oder 71 mm lang, andere gingen auf etwa 69 mm zurück.[3]) Die beiden Schnittflächen waren scharf und eben geblieben und gestatteten eine korrekte Messung. Es war also nicht nur Entspannung der Membranen, sondern auch Flächenwachstum gegen Druck eingetreten.[4]) An Längsschnitten liess sich unter dem Mikroskop nichts sehen, was auf eine auffällige Veränderung während des 180stündigen Wachstums hindeuten könnte.

Wenn während des Aufenthaltes in der Gipshülle hier und da im Markcylinder Zellen absterben (ein Vorkommen, das ich indessen niemals beobachtet habe), so wird der Verlauf des Versuches damit gestört, weil das Absterben von Zellen gleichbedeutend ist mit dem Entstehen von Löchern im Gewebe.

Ob die Membranen eines und desselben Markcylinders

[1]) Es ist vor allem zu verwundern, dass das Wachstum des Markes durch das Herausschneiden nicht benachteiligt wird.

[2]) Eine so starke Verlängerung (von 70 mm auf 78 mm) lässt schon von vorn herein auf ein erhebliches Entspannungswachstum schliessen.

[3]) Vor dem Eingipsen wäre bei der Plasmolyse eine Verkürzung auf 65 mm eingetreten.

[4]) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 431.

gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten entspannt werden, ist für das Endergebnis vollkommen gleichgültig. Denn wegen des allseitig herrschenden hydrostatischen Druckes bleibt jede Membran während des Wachsens in der Gipshülle unverändert an ihrer Stelle und unabhängig von der durch Wachstum beliebig verminderten Dehnung benachbarter oder entfernterer Zellwände. Gleichzeitig geht aus dem eben Gesagten hervor, dass Faltungen der Membranen ausgeschlossen sind.

Ein Herausnehmen der Markcylinder aus der Gipshülle vor der Plasmolyse war deshalb geboten, weil sonst diejenigen, welche 71 mm lang geworden waren, Falten gebildet hätten.

Nachdem ich im ersten Abschnitt auf die Unzuverlässigkeit der bei der Plasmolyse erhaltenen Längen hingewiesen habe, wird man fragen, ob hier nicht durch fehlerhafte Plasmolyse bedingte Fehlschlüsse vorliegen. Dem wäre zu entgegnen, dass ein Markcylinder bei der Plasmolyse wohl zu kurz, aber nie, es sei denn, man plasmolysiert mittels warmen Wassers, zu lang werden kann. Als plasmolysierende Flüssigkeit diente eine 10prozentige Kalisalpeterlösung, in welcher die Markcylinder eine Stunde lang liegen blieben. Nach drei Stunden wurde dann nochmals gemessen und festgestellt, dass die Länge dieselbe geblieben war.

Um zu erkennen, dass die Ursache der Entspannung wirklich Wachstum allein war, vergleiche man den auf S. 22 beschriebenen Versuch.

Man wird weiter fragen, weshalb das Mark erst herausgeschält und nicht gleich ein ganzes Internodium eingegipst wurde, da ja auf diese Weise das Längenwachstum des als Widerlage dienenden Holzkörpers sistiert wird. Wie Versuche lehren, würde dabei die Wasserversorgung des Markes zu sehr gehindert. Die Epidermiszellen sind für Wasser impermeabel und die Gefässe werden an den Schnittflächen durch den im Hollundersprоss enthaltenen Gerbstoff

verstopft. Das einzige Ergebnis eines solchen Versuches äussert sich im Verschwinden der Gewebespannung, also im Erschlaffen des ganzen Internodiums.

Ebensowenig erzielt man Erfolge, wenn man an im Freien wachsenden Hollundersprossen Gipsverbände anlegt. Die Blattbasen zweier aufeinander folgenden Paare können dabei wie durch die Gipshülle hindurchgesteckte Arme dieselbe unverrückbar befestigen. Entspannung tritt dabei niemals ein, denn der Holzkörper ist noch zu jung, um seitlich eine feste Widerlage zu geben. Später wird es mit dem Auftreten der Tüpfelgefässe und Stereiden anders, dann aber braucht man keinen Gipsverband mehr anzulegen, weil die Xylemwiderlage an sich schon ebenso wirkt. (Vergl. S. 40.)

Die Ansicht, dass älteres Mark, wenn man es herausschält, weiter wächst, ist in gewissem Sinne richtig. Wenn nämlich in einem älteren Spross das Längenwachstum des Xylems aufgehört und damit Entspannungswachstum für die Markzellmembranen begonnen hat, kann dasselbe nach dem Herausschälen sich wieder in Längenwachstum äussern: anstatt Verdichtung tritt dann wieder Verlängerung der Membranen ein. Ein solches Längenwachstum fände natürlich nur da statt, wo das Mark wirklich noch wachstumsfähig geblieben ist, was nicht überall der Fall zu sein braucht.

In der That habe ich mich vergeblich bemüht, die mit Helianthus annuus ausgeführten Versuche auch mit H. tuberosus erfolgreich anzustellen.[1]) Hier trat nach 180stündigem Aufenthalt in der Gipshülle keine Entspannung ein. Es fehlte stets 1—1,5 mm an 70 mm. Dabei muss aber bemerkt werden, dass dementsprechend auch nicht, wie bei Helianthus annuus, Entspannung der Zellhäute bei im Freien wachsenden alten Internodien konstatiert werden konnte.

[1]) cf. Pfeffer l. c. pag. 403.

Thesen.

I.

Der in der mechanischen Blattstellungstheorie Schwendeners angenommene Anschluss der jüngeren Organe an die älteren ist durch die Thatsachen sicher festgestellt.

II.

Das sogenannte Podetium der Cladonien ist, wie Krabbe gezeigt hat, als Fruchtkörper aufzufassen.

III.

Von allen Faktoren, welche bei Schlingpflanzen zur Erklärung der bleibenden Windungen, und nur um diese handelt es sich, herangezogen worden sind, hat sich bisher nur die „Greifbewegung“ als haltbar erwiesen.

Vita.

Gustavus Julius Ricardus Kolkwitz natus sum Berolini a. d. X. Cal. Apr. anni huius saeculi LXXIII. patre Christiano, matre Augusta e gente Schlossmann, quos ambos adhuc superstites veneror.

Fidei addictus sum evangelicae. Postquam primis litterarum elementis imbutus sum, ab anno LXXXII. frequentavi per octo annos et sex menses gymnasium reale Regiopolitanum Berolinense, quod auspiciis viri illustrissimi Ottonis Vogel floret. Vere anni LXXXVIII. schola relicta, ut mercaturae operam darem, post quattuordecim menses, cum consilii me paenituisset, auctore Dr. Vogel, rectore clarissimo, in gymnasium illius redii. Ibidem testimonium maturitatis adeptus, ante diem tertium Idus Octobres anni MDCCCXCI. numero civium Universitatis Berolinensis Fridericae Guilelmiae adscriptus et in ordinem philosophorum receptus sum, ubi adhuc per septies sex menses studiis cum rerum naturalium tum botanicis operam dedi.

Praeceptores mei clarissimi fuerunt:

Ascherson, Dames, Dilthey, Ebbinghaus, Engler, Fischer, Gabriel, Hettner, Knoblauch, Kundt (†), Landolt, Magnus, Paulsen, Planck, Pringsheim, Reinhardt, F. E. Schulze, Schumann, Schwarz, Schwendener, Zeller.

Quibus omnibus viris gratias ago quam maximas, imprimis autem viro humanissimo doctissimo Schwendener, qui plus quam quisquam alius homo institutione et exemplo me adjuvabat.